

Untersuchungen zum Entlastungsreflex
Elektromyographische Analyse
am Musculus brachialis des Menschen

Otto Mehls

1965

Untersuchungen zum Entlastungsreflex

Elektromyographische Analyse am Musculus brachialis des Menschen

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde in der gesamten Medizin
verfaßt und
einer Hohen Medizinischen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von
Otto Mehls
aus Hagen i./W.

München 1965

Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät
der Universität München

Berichterstatter:	Prof. Dr. A. STRUPPLER
Mitberichterstatter:	Prof. Dr. K. KRAMER
Dekan:	Prof. Dr. O. HUG

Tag der mündlichen Prüfung: 20. 7. 1965



MEINEM VEREHRTEN LEHRER
PROFESSOR DR. ALBRECHT STRUPPLER
ZUGEEIGNET



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41555204_0023

INHALTSVERZEICHNIS

EINLEITUNG	7
METHODE	10
Wahl des Muskels S. 10 - Lagerung der Versuchsperson S. 10 - Ableittechnik S. 12 - Regiestrierung S. 14	
ERGEBNISSE	16
Der Entlastungsreflex in Abhängigkeit von a) Innervationsaufwand und b) der Beschleunigung der Entlastung S. 16 - Das Verhalten des Antagonisten S. 29 - Der Entlastungsreflex am Musculus triceps S. 30 - Die Abhängigkeit des Reflexes von der Verkürzungslänge des Muskels S. 32 - Die Abhängigkeit des Reflexes vom Innervationsmodus S. 32 - Der Entlastungsreflex während Willkürbewegung S. 34	
DISKUSSION	38
ZUSAMMENFASSUNG	48
ANHANG:	
Literatur	50
Lebenslauf	56

EINLEITUNG

Die heute noch gültige Einteilung der menschlichen Reflexe stammt von Paul Hoffmann (1920 u. 1922). Er unterschied insbesondere erstmals streng zwischen Eigen- und Fremdreflexen. Ursprünglich setzte er dabei die Eigenreflexe den "Sehnenreflexen" der Kliniker gleich; wenig später beschrieb er aber auch einen neg. Eigenreflex (Hansen u. Hoffmann 1922).

Zusammen mit Hansen beobachtete er, daß bei plötzlicher Entdehnung eines willkürlich innervierten Muskels nach kurzer Latenzzeit eine Innervationsstille im Elektromyogramm sichtbar wurde. In Analogie zum "positiven" Sehnen- oder Eigenreflex, dessen adäquate Reizauslösung Dehnung des Muskels in Längsrichtung ist, nannten die Autoren dieses Phänomen Entdehnungs- oder negativen Eigenreflex. Die eigenreflektorische Natur dieses Reflexes schien dadurch gesichert, daß seine Latenzzeit, d.h. die Zeit vom Beginn der Entdehnung bis zum Auftreten der Innervationsstille, der des positiven Eigenreflexes entsprach.

Damals wurden die Muskelspindeln noch ausschließlich als die sensiblen Organe des Kraftsinnes angesehen; Paul Hoffmann vertrat aber schon 1928 die Meinung, daß sie auch die Rezeptoren der Eigenreflexe seien. Eine weitgehende Klärung der Muskelspindelfunktion war erst auf Grund der Arbeiten von Andrian und Zottermann (1928), Mathews (1933) und weiter von Kuffler, Eccles, Lloyd, Katz, Hunt und Granit in den letzten Jahren möglich. P. Hoffmann konnte seine Vorstellungen nun präzisieren:

Bei Zerrung des Muskels in Längsrichtung werden die annulospiraligen Endigungen der Muskelspindeln gedehnt; daraus resultiert ein Einstrom fördernder Impulse zu den Vorderhornzellen des eigenen Muskels mit nachfolgender Muskelzuckung (pos. Eigenreflex). - Umgekehrt würde es bei Entdehnung der annulospiraligen Endigungen zu einer Verminderung der fördernden Spindalafferenzen und damit zur Innervationsstille (neg. Eigenreflex) kommen.

Hoffmanns Interpretation des neg. Eigenreflexes blieb nicht unangefochten. Sein Schüler Johannes Sommer benutzte, wie schon vor ihm Wachholder (1928) und v. Schwerin (1936), als Synonym die Bezeichnung "Entlastungsreflex", denn durch eine Entlastung kann sehr einfach der adäquate Reiz, die

Entdehnung des Muskels, bewirkt werden. Da Sommer in seinen Experimenten einen Reflexerfolg auch dann sah, wenn er die normale Innervationsenergie mittels des Preissendörfer'schen Vibrationsversuches (Preissendörfer 1920) in eine Reflexkette umformte, erklärte er den Entlastungsreflex als einen aktiven Hemmungsvorgang, der sowohl die reflektorische wie die willkürliche Energie unterdrücke. Die verantwortlichen Rezeptoren konnte er nicht angeben; sie sollten jedoch auf eine Spannungsabnahme mit hemmenden Afferenzen zum Rückenmark reagieren (Sommer 1939).

Nachdem Granit 1950 in Tierexperimenten das Phänomen der autogenetischen Hemmung entdeckt hatte, verwendete Hufschmidt (1935, 1956 u. 1958) diesen Begriff analog zur Deutung von Befunden am Menschen und interpretierte auch den Entlastungsreflex in diesem Sinne.

Er ließ eine Versuchsperson, von deren Musculus biceps er das Elektromyogramm registrierte, bei rechtwinklig gebeugtem Unterarm ein Gewicht halten und bewegte nun einmal "rein passiv" den Unterarm in eine spitzwinklige Stellung, zum anderen "entlastete" er den Musculus biceps der Versuchsperson durch plötzliche Gewichtswegnahme. Bei "rein passiver Entspannung" des Muskels erhielt er angeblich keinen Reflexerfolg, wohl hingegen bei einer "Muskelentlastung".

Hufschmidt nimmt nun an, daß im Moment der Entlastung, also im Augenblick der Umwandlung der potentiellen Energie in die kinetische, vermehrte Spannung im Muskel entstehe. Das aber bedeute eine Reizausübung auf die Golgiorgane und somit Auslösung eines hemmenden afferenten Impulseinstroms zum Rückenmark. In diesem Sinne nennt Hufschmidt das bekannte Phänomen nun Spannungsreflex (Hufschmidt 1959).

Es resultieren die folgenden Fragen:

- 1.) Ist eine Unterteilung des Entlastungsreflexes in
 - a) eine Entlastung und
 - b) eine passive Entspannungwirklich gerechtfertigt?
- 2.) Welche Rezeptoren sind maßgeblich beim Zustandekommen des Entlastungsreflexes beteiligt?

Eine Klärung wäre gewiß durch Einzelfaserableitungen von den sensiblen Nerven zu erbringen, solche sind bei Experimenten am Menschen jedoch nicht durchführbar. Hier kann nur eine genaue Analyse der Faktoren weiterführen, die einen Einfluß auf den Reflexerfolg nehmen könnten. Dies sind:

- a) der Innervationsaufwand
- b) die Beschleunigung der Entlastung
- c) die Verkürzungslänge des Muskels
- d) die willkürliche Bewegung und
- e) der Innervationsmodus.

METHODE

1. Wahl des Muskels

Entlastungsreflexe können an allen oberflächlichen quergestreiften Muskeln ausgelöst werden (Sommer 1939). Die Wahl eines Muskels für ein genau reproduzierbares Experiment muß sich vor allem nach dem Hebelarm richten, über den die experimentelle Be- wie Entlastung erfolgen kann. Die besten Voraussetzungen hierzu bietet die distale Extremitätenmuskulatur. Nun bringt der Musculus gastroneurii auch bei stärkerer Belastung nur wenige motorische Einheiten ins Spiel, und der Musculus soleus ist wegen seiner anatomischen Lage sehr schwer artefaktfrei abzuleiten; überdies ist der Hebelarm (= Fuß) dieser Muskeln sehr klein. So blieben eigentlich nur die Armbeuger. Hier traf unsere Wahl nicht den Biceps, sondern den Musculus brachialis, da er nur eine Funktion besitzt: Beugung des Unterarmes.

Die Beobachtung des Antagonisten war in vorangehenden Experimenten meist vernachlässigt worden; da sie aber unter Umständen sehr wichtig sein konnte und überdies keinerlei methodische Schwierigkeiten bereitete, wurden die Aktionsströme des Musculus triceps mitregistriert.

2. Lagerung der Versuchsperson (Vp)

In allen vorangehenden Versuchen anderer Autoren hielt die Vp bei herabhängendem Ober- und rechtwinklig ab gebeugtem Unterarm ein Gewicht, das zur Entlastung des Muskels verringert werden konnte. In unseren Versuchen wurde der (von Hufschmidt zur Erklärung herangezogene) Einfluß der Schwerkraft auf den Unterarm weitgehend ausgeschaltet durch horizontale Lagerung der Vp auf einem Versuchstisch (Abb. 1).

Das Handgelenk der Vp wurde von einer Handschelle fest umschlossen. An dieser griffen in Kopf- und Fußrichtung über ein nahezu elastizitätsloses Drahtseil (1,0 mm Durchmesser) zwei getrennt regulierbare Kräfte an: Mit dem Gewicht G_1 konnte der Innervationsaufwand vorgegeben werden, das Gewicht G_2 bedeutete eine zusätzliche passive Verkürzung des Muskels, hatte also Einfluß auf die Beschleunigung der Unterarmbewegung im Augenblick der

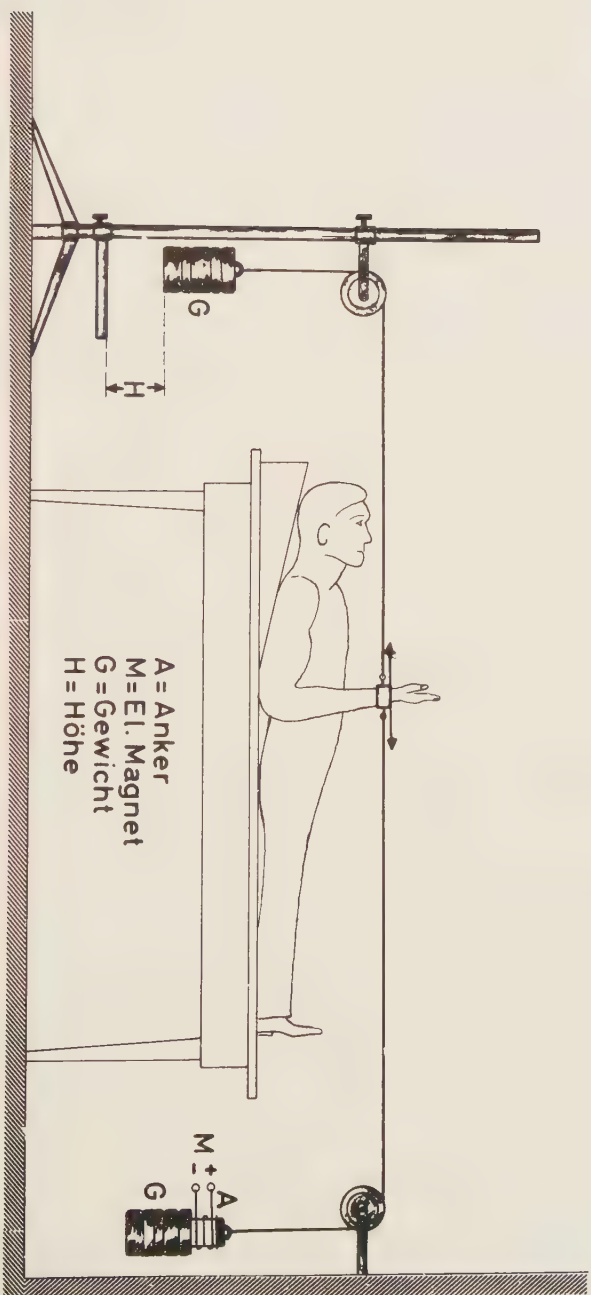


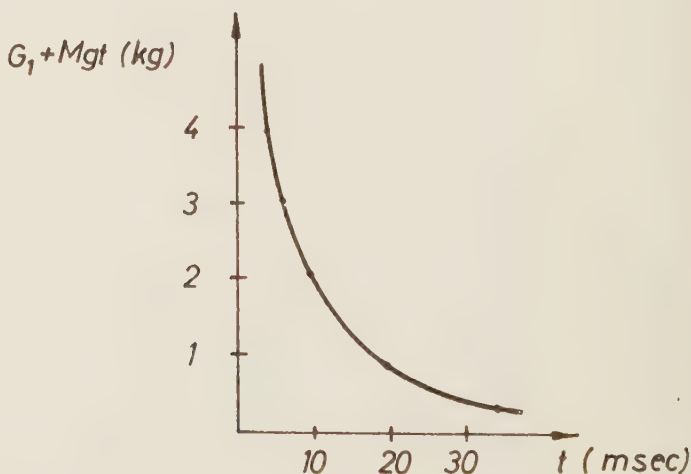
Abb. 1

Entlastung. So konnte nun Hufschmidts These überprüft werden, daß sich im Augenblick der Entlastung vermehrt Spannung im Muskel entwickle.

Das Gewicht G_1 war fest mit dem Elektromagneten M (Gewicht = 750 g) verbunden; nach dem Öffnen des Magnetstromkreises hatte also nur noch das minimale Gewicht des Ankers (= 150 g) seinen Angriffspunkt am Handgelenk; es konnte durch eine entsprechende Vergrößerung des Gewichtes G_2 ausgeglichen werden.

Für den Elektromagneten hatte sich ein eingebauter Kern mit planer Berührungsfläche am günstigsten erwiesen, nachdem bei Versuchen mit einem beweglichen Eisenkern ständig unkontrollierbare Reibungseinflüsse in Erscheinung getreten waren. Der Anker war nicht ganz remanenzfrei, seine Ablösung vom Magneten erfolgte unterschiedlich schnell je nach Gewicht G_1 :

Eichkurve



Da es in den Versuchen nicht auf absolute Werte ankam und das Prinzip durch diesen Effekt nicht gestört wurde, konnte er in der Auswertung der Ergebnisse unberücksichtigt bleiben.

Die Fallhöhe H betrug nur 3 cm, damit der Arm nach der Entlastung frei ausschlagen konnte.

Die beschriebene Versuchsanordnung mit Horizontallagerung bietet gegenüber den bisher verwendeten folgende Vorteile:

1. kann die für den Versuch notwendige Entspannung von der Vp viel besser eingehalten werden,
2. sind die eventuellen Einflüsse der Schwerkraft auf den Unterarm weitgehend ausgeschaltet,
3. kann die Entlastung der Beugemuskeln vollständig erfolgen und
4. ist eine vom Innervationsaufwand getrennte, genormte Beschleunigung der Entlastungsbewegung möglich.

3. Die Ableittechnik

Bei den elektromyographischen Ableitungen war das Erfassen möglichst vieler motorischer Einheiten wünschenswert, da es möglich erschien, daß sich eine einzelne Muskelfaser anders verhielt als die Mehrzahl der übrigen. Eine weitere Bedingung war die Schmerzlosigkeit, mit der die Ableitungen erfolgen mußten, um störende Einflüsse von seiten der Schmerzrezeptoren auszuschalten.

Am günstigsten schien die Verwendung von Hautelektroden, aber leider waren mit ihnen bei geringem Innervationsaufwand keine zeitlich analysierbaren Registrierungen möglich.

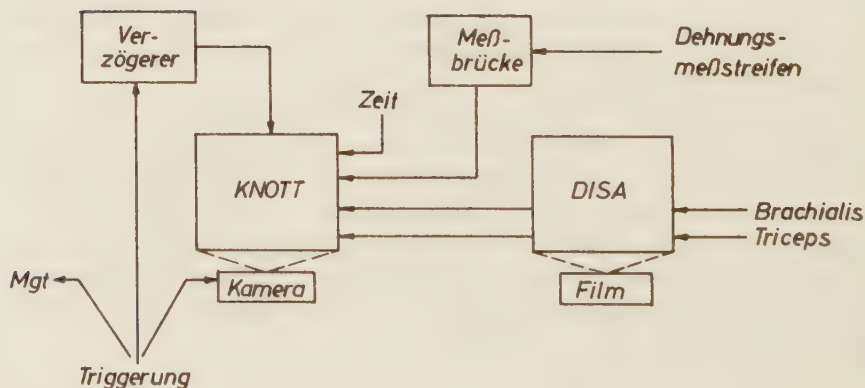
Die Ableitungen erfolgten daher mit feinsten, flexiblen, bipolaren Kupferdrahtelektroden (Durchmesser 0,12 - 0,09 mm, Abstand 0,6 cm). Sie wurden mit Hilfe einer Injektionskanüle von lateral her möglichst in die Mitte des Muskelbauches versenkt. Nach Entfernung der Injektionskanüle waren mit wenigen Ausnahmen artefaktfreie Ableitungen auch bei großem Bewegungsausschlag möglich; da sich die Drähte der Muskelverformung anpaßten, wurden am Ende eines Versuches praktisch die gleichen Einheiten abgeleitet wie zu Beginn.

4. Die Registrierung

Die Aufnahme der mechanischen Bewegung und die Umsetzung in eine elektrische Größe erfolgte durch einen Dehnungsmeßstreifen, der dem Handgelenk anlag (Prinzip: Widerstandsänderung). Als Meßgerät und Verstärker wurde eine direktanzeigende Meßbrücke (Philips PR 9300) verwendet.

Die Aktionsströme aus Brachialis und Triceps wurden durch einen DISA-Elektromyographen (Disa Electronics Kopenhagen) verstärkt und fortlaufend registriert (Zeitachsen 20 und 5 ms per mm). Der Elektromyograph gestattete zusätzlich die Registrierung eines Mittelwertes der Myogramme (Prinzip: Gleichrichtung der Aktionspotentiale und Glättung durch ein kombiniertes RLC-Filter. Die Spannung, registriert über Filterkondensatoren, ist innerhalb weniger Prozente dem EMG-Mittelwert proportional. - Zeitkonstante: 50 ms).

Schaltplan



Die endgültige Registrierung aller Vorgänge geschah über einen 4-Strahl-Oszillographen (Großbildsichtgerät der Firma KNOTT, Typ SGM 21 BN 910) auf einer POLAROID-Camera.

Die Unterbrechung des Magnetsstromkreises, das Öffnen des Cameraverschlusses und der Start des Oszillographenkipps wurden synchron getriggert; hierdurch war es möglich, mehrere kongruente Vorgänge (Versuche) auf einem Photo festzuhalten.

Reibung und Elastizität im Gewichtssystem waren weitgehend ausgeschaltet. Hingegen erwies es sich (wie im Folgenden gezeigt werden wird), daß die Lokalisation der Elektroden einen gewissen Einfluß auf die Meßergebnisse nahm.

Versuchspersonen noch zusätzliche, nicht in den Rahmen dieser Arbeit fallende Untersuchungen durchgeführt wurden; diese Untersuchungen waren leider an einen engen Elektrodenabgriff gebunden. - Die elektromyographischen Ableitungen an den 10 Versuchspersonen der zweiten Gruppe erfolgten mit einem weiten Elektrodenabgriff (0,6 cm); darüberhinaus wurden zur größeren Signifikanz jeweils drei kongruente Versuche auf einem Photo festgehalten.

Latenzzeiten (msec)

Vp Nr.	1	2	3	4	5	6
1			27,7	24,6	26,5	28,9
2	32,7	32,0	28,0	27,4	30,0	
3	26,7	24,7	39,4	28,0	26,7	32,7
4	28,4	29,9	28,6	28,2	25,4	24,4
5	29,9	28,4	27,6	17,4	24,4	21,7
6	34,3	20,0	36,7	25,6	25,4	30,4
7	22,8	28,3	22,8	26,3	24,0	(41,2)
8	22,8	19,0	19,0	17,2	26,3	19,8
9	23,4	18,8	17,3	21,2	21,5	21,2
10	26,6	27,6	28,2	27,3	29,8	27,6
11	27,4	18,4	24,0	14,8	27,0	38,5
12	34,0	26,5	25,8	27,3	25,0	30,5
13	25,0	29,2	28,7	24,8	25,6	29,7
14	31,1	(27,9)	30,7	32,4	29,0	35,1
15	(35,1)	30,9	30,9	19,7	29,9	33,7

Latenzzeiten (msec)

Vp Nr.	1	2	3	4	5	6
1	17,8	16,6	20,4	25,5	22,0	23,8
2	35,5	25,0	27,0	27,5	28,3	27,2
3	30,1	34,1	32,3	28,3	28,6	32,5
4	24,4	23,9	25,6	25,1	24,9	22,2
5	35,6	28,5	34,2	35,8	29,5	31,1
6	28,2	28,8	28,3	30,2	29,8	28,5
7	(41,6)	32,2	35,5	34,5	27,8	28,4
8	30,6	34,8	34,3	37,7	26,5	32,6
9	20,5	28,7	25,6	29,2	24,8	26,3
10	29,9	26,5	24,3	27,7	25,9	27,5

Ein Vergleich der beiden Versuchsgruppen ergibt zwar eine größere Streuung der Meßwerte für die ersten 15 Versuchspersonen, bei entsprechender Vorsicht können aber auch diese Ergebnisse zur Analyse herangezogen werden.

Auswertung (s. auch Abb. 2):

1. Die Latenzzeit

Der Auswertung der Meßergebnisse lassen sich zwei verschiedene Bezugsgrößen zugrundelegen, entweder der gleiche Innervationsaufwand oder das gleiche Gewicht G_1 .

- a) Nimmt man den Innervationsaufwand als Vergleichsbasis, so ordnen sich die Versuche in zwei Gruppen an:

Versuche 1, 3 u. 5 : Innervationsaufwand gegen 750 g

Versuche 2, 4 u. 6 : Innervationsaufwand gegen 2750.

Die Beschleunigung der Armbewegung nimmt dann von 1 nach 5 beziehungsweise von 2 nach 6 fortlaufend zu. In den Versuchen fanden sich aber nirgends systematische Änderungen der Latenzzeiten.

Ergebnis I: Unter den Bedingungen der Grundversuche ist die Dauer der Latenzzeit unabhängig von der Beschleunigung der Unterarmbewegung.

- b) Nimmt man andererseits das Entlastungsgewicht G_2 als Vergleichsbasis, so ordnen sich diesmal die Versuche in drei Gruppen an:

Versuche 1 u. 2 : $G_2 = 0$ g

Versuche 4 u. 4 : $G_2 = 750$ g

Versuche 5, u. 6 : $G_2 = 3750$ g

Der Innervationsaufwand ist nun in 2, 4 u. 6 jeweils größer als in 1, 3 u. 5. Auch bei dieser Ordnung der Ergebnisse findet sich keine systematische Änderung der Latenzzeit.

Ergebnis II: Unter den Bedingungen der Grundversuche ist die Dauer der Latenzzeit unabhängig vom Innervationsaufwand.

Da die Meßwerte der beiden Versuchsreihen keine Gesetzmäßigkeit aufweisen, kann aus allen Werten eine mittlere Latenzzeit angegeben werden:

Der Durchschnittswert der Gruppe I beträgt

26,8 msec,

der der Gruppe II

28,0 msec.

ER im Brachialis (je 3 Kipp's)

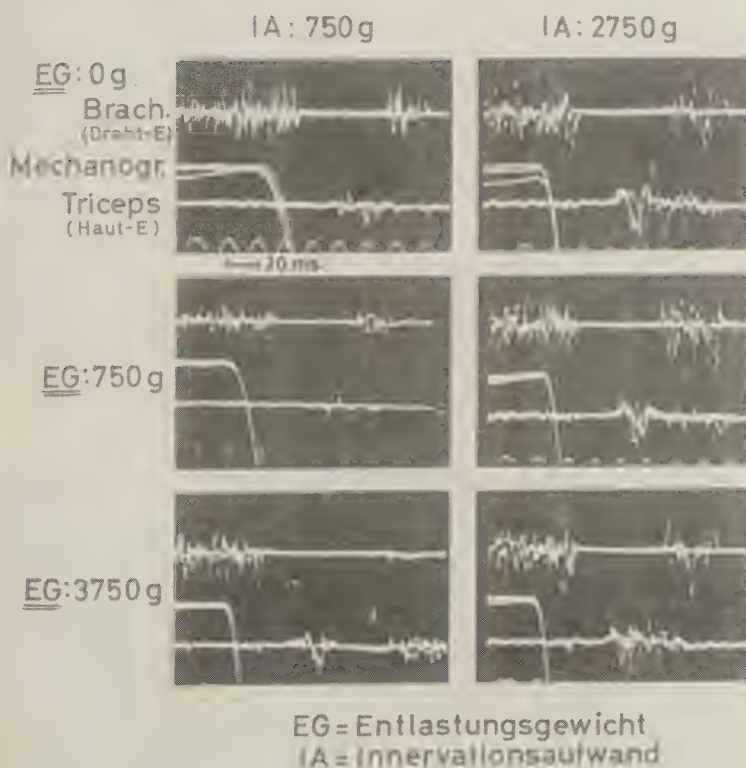


Abb. 2

Letzterer hat sicher die größere Signifikanz, da bei diesen Ableitungen mehr motorische Einheiten erfaßt wurden. Dies wirkte sich natürlich besonders bei den Werten an der unteren Grenze aus; Hier beträgt der Durchschnittswert der jeweils kürzesten Latenzzeiten 22,2 msec für die Gruppe I und 24,9 msec für die Gruppe II.

Größter und kleinster Meßwert liegen in den 6 Grundversuchen einer einzelnen Versuchsperson der Gruppe I mindestens 2,9 msec und höchstens 24,9 msec auseinander. Bei der Gruppe II beträgt die minimale Differenz 1,9 msec, die maximale 10,5 msec. Bei 12 Versuchspersonen differieren die Latenzzeiten um mehr als 7 msec, bei den übrigen 12 um weniger als 7 msec. 7 msec kann man also als die mittlere Differenz betrachten; das bedeutet für den Mittelwert der Latenzzeit eine mittlere Schwankungsbreite von $\pm 3,5$ msec.

Ergebnis III: Die mittlere Latenzzeit des Entlastungsreflexes beträgt für den Musculus brachialis $28,0 \pm 3,5$ msec.

Es muß noch einmal betont werden, daß dies ein Mittelwert aus 25×6 Meßwerten ist. Vergleicht man die mittleren Werte einzelner Versuchspersonen miteinander, so können diese um 10 msec differieren (z. B. Vp 16 und Vp 20). Diese Differenz ist erstaunlich hoch und kann sicher nur zum Teil durch die persönliche Konstitution der Versuchspersonen erklärt werden. Bei genauer Überprüfung schien die Placierung der Elektroden einen Einfluß auf die Latenzzeiten zu nehmen.

Zur Kontrolle wurden bei zwei Versuchspersonen mehrere Elektroden in den Muskel versenkt. Bei gleichzeitiger elektromyographischer Ableitung differierten die Latenzzeiten bis zu 5 msec. Insbesondere registrierten die Elektroden in den Randgebieten des Muskels eine etwas längere Latenzzeit als die Elektroden im Muskelzentrum.

2. Die Innervationsstille

Die Innervation erlischt durchschnittlich 28 msec nach Bewegungsbeginn, um später in Form eines rebound (Sherrington 1906) zurückzukehren. Diesem ersten rebound kann nach einer erneuten Innervationsstille ein zweiter und dritter folgen. Es wurden rebound-Ketten mit 10 Gliedern beobachtet (s. Abb. 6). Der synchrone Erregungsrückschlag fehlte bei keiner Versuchsperson, in jedem einzelnen Versuch war zumindest die Tendenz angedeutet.

Die Dauer der Innervationsstille wurde in ihrer Abhängigkeit vom Innervationsaufwand und von der Beschleunigung der Bewegung in eben der gleichen Weise untersucht wie die Latenzzeit. Wie bei dieser ließen die Meßwerte keinerlei Gesetzmäßigkeit erkennen. (S. Tab. 3 u. 4)

Die Innervationsstille war in manchen Versuchen einzelner Versuchspersonen nicht vollständig ausgebildet, d. h. es waren auch während dieser Zeit einzelne spikes im Myogramm sichtbar. Es waren stets nur wenige, und oft konnte nicht mit Sicherheit entschieden werden, ob es sich um Artefakte (z. B. Einstichaktivität durch die Bewegung) oder Aktionspotentialen handelte. Spikeamplituden, die elektrodennahen Aktionspotentialen entsprochen hätten, wurden jedenfalls sehr selten beobachtet. Eine Abhängigkeit der Anzahl dieser spikes vom Innervationsaufwand bestand nicht.

Ergebnis IV u. V: Die Dauer der Innervationsstille ist unter den genannten Versuchsbedingungen unabhängig vom Innervationsaufwand, ebenso unabhängig von der Beschleunigung der Bewegung.

Dauer der Innervationsstille (msec)

1	2	3	4	5	6	Nr. vp
		139,7	64,0	118,0	61,5	1
100,8	67,0	26,7	26,0	44,1		2
67,6	37,4	46,0	26,0	41,7	13,3	3
49,8	18,8	46,0	14,6	18,1	16,6	4
51,4	29,2	28,4	30,6	29,5	32,5	5
52,6	39,4	37,4	33,3	26,1	20,0	6
33,1	19,2	42,0	26,3	31,1	(13,5)	7
23,3x	21,7x	39,6	23,3x	64,8	23,6	8
45,4	41,2	42,3	30,8	38,4	42,3	9
61,3	65,2	32,1	68,9	35,7	65,2	10
32,4	30,0	53,0	39,5	58,2	31,6	11
35,0	23,3	139,5	50,0	45,5	47,1	12
24,8	10,4	23,5	13,0	17,2	7,3	13
58,0	49,7	47,5	44,9	37,1	41,9	14
		184,5	143,2	164,1	82,2	15

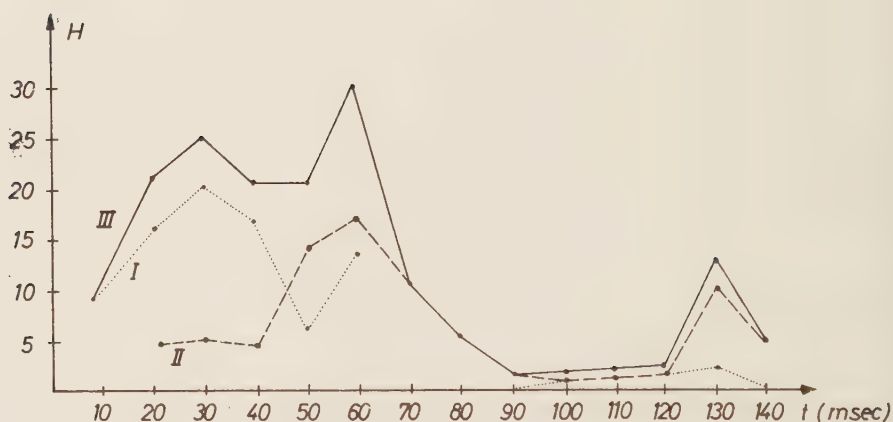
Dauer der Innervationsstille (msec)

Vp ^{Nr.}	1	2	3	4	5	6
16	57,8	22,1	37,1	28,6	28,6	34,9
17	78,4	xx190,1 x168,2 133,0	55,2 xx149,7 xx137,5	xx135,1 145,3 133,6	127,6 x152,0 139,9	xx130,2 125,4 139,9
18	(59,1)	64,5	64,5	62,1	78,7	65,3
19	x52,5 77,6 x75,1	xx67,4 80,3 77,5	64,9 60,1 107,5	xx67,4 67,4 x85,1	xx169,7 xx152,0 117,8	72,1 91,7 74,9
20	155,3 x175,2	140,3 139,7 145,1	150,3	150,2 148,1	185,2 169,8	165,3 x184,8
21	60,4	50,6	52,6	55,2	54,1	62,2
22	66,5	49,6	53,5	58,3	47,2	55,0
23	x58,5	xx49,5	35,7	x69,2	x93,6	x61,1
24	77,0	65,2	65,2	80,6	83,0	79,5
25	47,0	56,2	38,8	62,5	50,4	(65,3)

x = unvollständige Ausbildung der Innervationsstille; s. Text

Eine mittlere Dauer ist für die Innervationsstille nicht so leicht anzugeben wie für die Latenzzeit. Im Koordinatensystem der Abb. 3 ist auf der Ordinate die Häufigkeit, auf der Abszisse die zeitliche Dauer der Innervationsstille

Abb. 3



aufgetragen. Die Kurve I setzt sich aus den Meßwerten der Versuchsgruppe I zusammen, Kurve II aus denen der Gruppe II. Die Kurve III stellt eine einfache Addition der Gruppen I und II dar.

Der Gipfelpunkt der Kurve I liegt bei 30 msec, im Gegensatz dazu liegt er bei der Kurve II bei 60 msec. Dieser Unterschied läßt sich nicht aus der Ableittechnik erklären.

Es gibt aber einen Hinweis zur Aufklärung dieser Differenz. Versuchsperson 13 der Gruppe I und Versuchsperson 17 der Gruppe II sind identisch. In der ersten Versuchsreihe zeigten sich bei ihr Innervationsstillen, die durchschnittlich 20 msec andauerten, in der zweiten Versuchsreihe dauerten die durchschnittlich 130 msec an. Hier waren aber in etwa der Hälfte der Versuche schon nach 18-25 msec deutliche Ansätze zu einem Aktivitätsdurchbruch sichtbar. Vielleicht ist die Vorstellung berechtigt, daß das Zentralnervensystem durch

die Vorgänge beim Entlastungsreflex zu einem rhythmischen Schwingungsvorgang angeregt wird, alternierend zwischen Bahnung und Hemmung. Die deutlichen rebound-Ketten sprechen jedenfalls dafür. Dann aber wäre es auch denkbar, daß der Erregungsrückschlag nicht immer zum gleichen Zeitpunkt erfolgte, sondern sich einmal um einen oder um mehrere Takte verschieben könnte. Möglicherweise kann eine Abhängigkeit vom augenblicklichen Erregungszustand der Versuchsperson angenommen werden.

Die rebound-Kette im Musculus brachialis war dann am deutlichsten ausgeprägt, wenn gleichzeitig im Muskulus triceps eine gegenseitige Bahnungs-Hemmungskette sichtbar wurde (s. Abb. 5); sie wurde allerdings auch oft isoliert beobachtet (s. Abb. 6).

Es wäre sehr interessant, diese Zusammenhänge einmal in einer eigenen Versuchsreihe aufzuklären. Hier darf man nur eine vorsichtige Aussage über die Dauer der Innervationsstille machen:

Ergebnis VI: Die Dauer der Innervationsstille beim Entlastungsreflex im Musculus brachialis lag unter den genannten Versuchsbedingungen zwischen 7,3 und 170 ms. Am häufigsten fanden sich Zeiten zwischen 20 und 70 ms. Bei einer einzelnen Versuchsperson differierten die Werte jeweils nur wenig (s. Abb. 2).

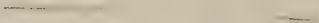
Scheint der Entlastungsreflex unter den Bedingungen der sechs Grundversuche von Innervationsaufwand und Beschleunigung unabhängig zu sein, so lassen sich doch Grenzsituationen denken, wo dies nicht mehr zutreffen muß. Bei der elektromyographischen Ableitung ist man auf eine gewisse Anzahl tätiger Motoneurone angewiesen, andernfalls würde sich die Innervationsstille nicht genügend abheben. Der Innervationsaufwand konnte deshalb nicht weiter herabgesetzt werden, dagegen war es möglich, ihn maximal zu steigern. 10 kg bedeutete für viele Versuchspersonen die Grenze ihrer Muskelkraft.

Ergebnis VII: Auch bei maximalem Innervationsaufwand konnte keine Änderung der zeitlichen Verhältnisse von Latenz und Innervationsstille beobachtet werden.

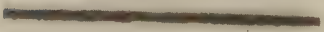
Entlastung des Brach. von Hand aus mit steigender Beschleunigung

(Gewicht: 2 Kg)

Triceps 

Mechanogr. 

Brachialis 



5 cm



400 ms

Abb 4

Die Beschleunigung der Armbewegung ließ sich gegenüber den Grundversuchen sowohl weiter verringern als auch erhöhen;

Der Versuchsleiter ließ die Vp gegen 2 kg innervieren und zog dann mit unterschiedlichem Kraftaufwand am Drahtseil S_2 (s. Abb. 1). Damit regelte er die Beschleunigung; die objektiven Werte waren später an der Registrierung des geeichten Mechanogrammes abzulesen. Maximale Beschleunigung konnte durch das Auflösen des Reflexes mittels eines Hammerschlages gegen das Handgelenk erreicht werden.

Ergebnis VIII: (s. Abb. 4): Der Reflexerfolg des Entlastungsreflexes erwies sich als variabel nur innerhalb eines bestimmten Bereiches, welcher determiniert wird durch die Beschleunigung der Entlastungsbewegung. Erfolgt diese zu langsam, so bleibt der Reflexerfolg aus; in einem gewissen Übergangsbereich kommt es zu einem nur teilweisen Erfolg (Lichtung des Erregungsmusters) und schließlich läßt sich nach oben hin eine Grenze nachweisen, über die hinaus eine Steigerung des Reflexerfolges durch zunehmende - selbst maximale - Beschleunigung nicht mehr möglich ist.

Die letztgenannten Untersuchungen waren z. T. eine genaue Wiederholung der Experimente von Hufschmidt (1959); die Befunde differierten allerdings erheblich.

2. Das Verhalten des Antagonisten (Musculus triceps) bei der Entlastung des Musculus brachialis

Beim Menschen kann der Entlastungsreflex praktisch nie isoliert an einem Muskel ausgelöst werden. Die Synergisten werden immer gleichsinnig reagieren, die Antagonisten immer einer Dehnung unterliegen. Danach würde man mit der Entlastungsreaktion im Musculus brachialis gleichzeitig einen strech-reflex im Musculus triceps erwarten.

Die Latenzzeit vom Beginn der Bewegung bis zur Antwort im Musculus triceps liegt aber weit über der des monosynaptischen Eigenreflexes. Sie betrug bei den einzelnen Versuchspersonen 35 - 70 ms und war in den 6 Grundversuchen mit wenigen Ausnahmen konstant. Geringe Abweichungen schienen nur bei unvollständiger Entspannung ($\approx$ geringer Vorbahnung) aufzutreten.

Die beste Erklärung für dieses Verhalten schien die Annahme, die Dehnungsgeschwindigkeit des Muskels sei für eine phasische Antwort nicht ausreichend. Erstaunlicherweise fand sich aber auch dann keine phasische Dehnungsreaktion, wenn die Beuger zuvor mit 10 kg belastet waren! Erst wenn der Entlastungsreflex mittels eines kräftigen Hammerschlages gegen das Handgelenk ausgelöst wurde, erschien im Elektromyogramm das biphasische Poteial des Eigenreflexes (s. Abb. 7).

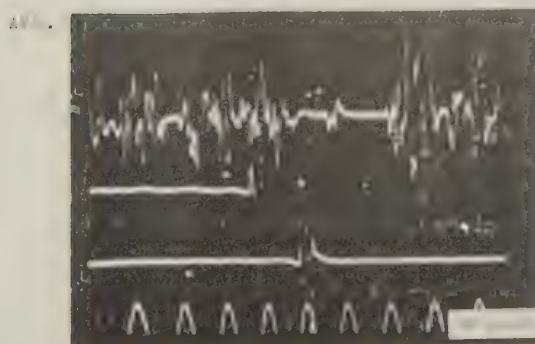
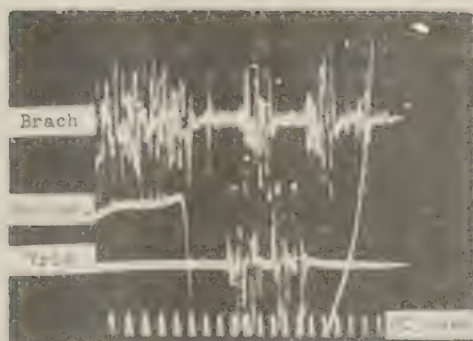
Diese Ergebnisse sind überraschend und man könnte an eine reziproke Hemmung durch den innervierten Agonisten denken. Wenn aber die Versuchsbedingungen so eingerichtet sind, daß der Agonist schon vor der "Entlastung" entspannt d. h. ohne Innervation ist ($G_2 \approx G_1 + Mgt$), und nun der Musculus triceps isoliert gedehnt wird, findet man auch kein anderes Ergebnis. Erst bei Vorbahnung des Triceps ($G_2 < G_1 + Mgt$) oder bei äußerst brusker Zerrung wurde der phasische Eigenreflex sichtbar.

Abgesehen von diesen extremen Auslösungsbedingungen ist also die Antwort des Musculus triceps sicher als die tonische Komponente eines Dehnungsreflexes anzusehen (Burckhardt 1958). Sie konnte zwei Formen annehmen; entweder setzte eine länger anhaltende Entladung ein, oder die Entladung war nur kurz, salvenartig. In diesem zweiten Fall konnten auch mehrere bursts hintereinander erscheinen, so entstand dann ein Bild, das ganz der rebound-Kette des Agonisten entsprach. Wie erwähnt verhielten sich Agonist und Antagonist dann gegensinnig (s. Abb. 5).

3. Der Entlastungsreflex im Musculus triceps

Bei zwei Versuchspersonen wurden nach Umkehrung der Versuchsanordnung auch Entlastungsreflexe im Musculus triceps ausgelöst. Eine genaue Analyse war nicht das Ziel der Untersuchung; es sollte nur die Frage beantwortet werden, ob die zeitlichen Verhältnisse des Entlastungsreflexes in Beugern und Streckern in etwa gleich seien.

Im Musculus triceps waren die Entlastungsreflexe ebenso leicht und gleichmäßig auszulösen wie in den Beugemuskeln. Die Latenzzeit war ca. 2 msec länger als die des Brachialis. Die Dauer der Innervationsstille lag in der gleichen Größenanordnung wie die entsprechende in den Beugern.



Die Dehnungsantwort im Musculus brachialis war immer phasisch; sie erschien mit einer Latenz von knapp 20 msec. Danach darf man wohl annehmen, daß die Muskelspindeln bei rechtwinklig gebeugten Arm in den Beugern empfindlicher eingestellt sind als in den Streckern.

4. Die Abhängigkeit des Reflexerfolges von der Verkürzungslänge des Muskels

Die direkte Verkürzung des Muskels brachialis konnte aus methodischen Gründen natürlich nicht gemessen werden. Ein indirektes Maß ist der Bewegungsausschlag am Handgelenk. Die Registrierung erfolgte durch Dehnungsmeßstreifen wie in den vorangehenden Untersuchungen.

Wenn man die Bewegung des Unterarmes völlig verhindert, so ist auch der Entlastungsreflex (= Innervationsstille) aufgehoben (Sommer 1939). Um eine mögliche Beziehung zwischen Muskellängenänderung und Dauer der Innervationsstille festzustellen, wurde der Bewegungsausschlag des Unterarmes durch eine Sperrvorrichtung stufenweise verringert. Der initiale Innervationsaufwand war jedesmal durch ein Gewicht von 2 kg vorgegeben.

Bis zu einer Einschränkung der Bewegung auf einen Zentimeter zeigte sich keine Veränderung im Elektromyogramm, danach verkürzte sich die Innervationsstille von Mal zu Mal, und zwar im gleichen Maße wie der Bewegungsausschlag eingeschränkt wurde. Bei einer Bewegung von nur einem Millimeter war sie kaum mehr sichtbar (s. Abb. 8). - Die Latenzzeit blieb bei allen Versuchen konstant.

5. Die Abhängigkeit des Reflexerfolges vom Innervationsmodus

Unter physiologischen Bedingungen scheint der Entlastungsreflex am Musculus brachialis sehr konstant zu sein. In der Literatur sind nur wenige sichere Zustände beschrieben, bei denen man einen Entlastungsreflex nicht nachweisen konnte (~~geprüft~~ meist am M. biceps). Sie gehören sämtlich in den Bereich der Pathologie, geben der Physiologie aber wichtige Hinweise. Es handelt sich hier um die Tabes dorsalis (v. Schwerin 1936, Struppler u. Schenck 1958, Hufschmidt 1960), die Syringomyelie (v. Schwerin 1936), Polyneuritiden

Abhängigkeit des Reflexerfolges von der Verkürzungslänge

(Entlastung gegen Sperre)

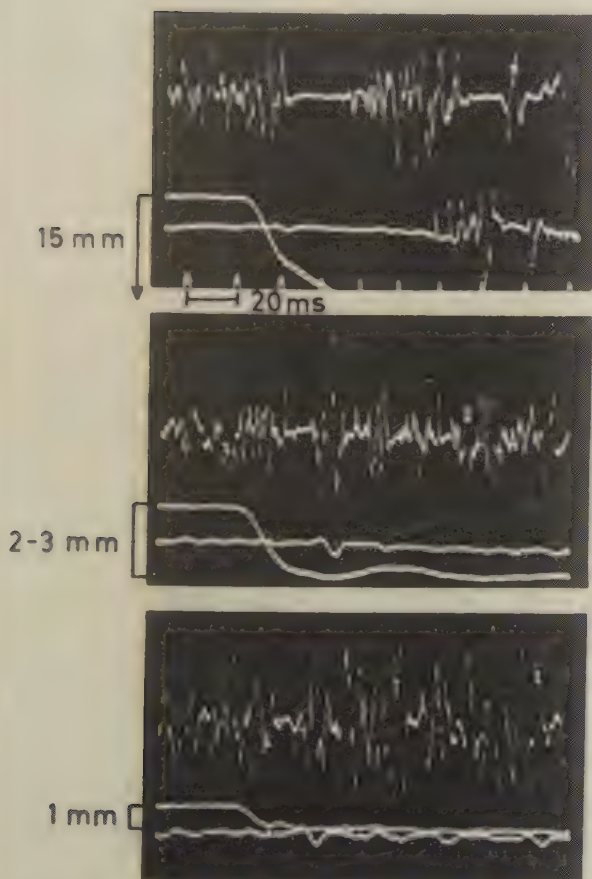


Abb 8

(Struppler u. Schenck 1958, Hufschmidt 1960_a) sowie Kleinhirnstörungen der verschiedensten Art (Hansen u. Resch 1925, Struppler u. Schenck 1958).

Während die meisten dieser Zustände durch einen Fortfall afferenter Impulse aus der Peripherie zu den Vorderhornzellen erklärt werden können, muß der Mechanismus bei Kleinhirnerkrankungen ein grundsätzlich anderer sein. Hufschmidt (1960_b) postulierte ein Deltasystem, das die Muskelhemmung steuern und nun gestört sein sollte. Struppler und Schenck erklärten den Ausfall des Reflexes durch den veränderten Innervationsmodus, den sie bei ihren Patienten fanden. Die Ursache sei wahrscheinlich die weitgehende Ausschaltung des peripheren Reflexbogens bei der interdierten Halteinnervation.

Der nachstehende Befund ist einem glücklichen Zufall zu verdanken. Ich glaube, daß er das genannte Problem aufs engste berührt:

Das Elektromyogramm einer gesunden Versuchsperson zeigte bei fortlaufender Registrierung zwei sehr verschiedene Innervationsmodi, einmal ein gleichmäßiges, normales Erregungsmuster, zum anderen ein Muster, das in etwa dem der Ataxie entsprach. Grobklinisch konnte dabei kein Unterschied beobachtet werden (Abb. 9, gut sichtbar an der Mittelwertregistrierung).

Wurde der Entlastungsreflex nun während eines regelmäßigen Innervationspatterns ausgelöst, führte er zu einem deutlichen Reflexerfolg (Abb. 9 a), während eines Ataxiepatterns war die Innervationsstille dagegen verkürzt und unvollständig ausgeprägt (Abb. 9 b). - Diese Ergebnisse lassen sich am ehesten mit den Deutungen der Befunde von Struppler u. Schenck in Einklang bringen; damit bestimmt der Innervationsmodus wesentlich die Ausgangssituation, die einen Entlastungsreflex ermöglicht oder verhindert.

6. Der Entlastungsreflex während einer willkürlichen Bewegung

Der Innervationsmodus einer Willkürbewegung ist sicher verschieden von dem einer interdierten Halteinnervation. Eine Beeinflussung des Reflexerfolges durch die Willkürbewegung darf demnach erwartet werden. Sommers Untersuchungen in dieser Richtung zeigen einen völligen Verlust des Entlastungsreflexes während jeder schnelleren Willkürbewegung, ein angedeuteter Reflex habe sich allenfalls bei sehr langsamen Bewegungen gezeigt (Sommer 1939).

Abhängigkeit der Inn.stille vom Inn. modus Brach. (2 Kg)

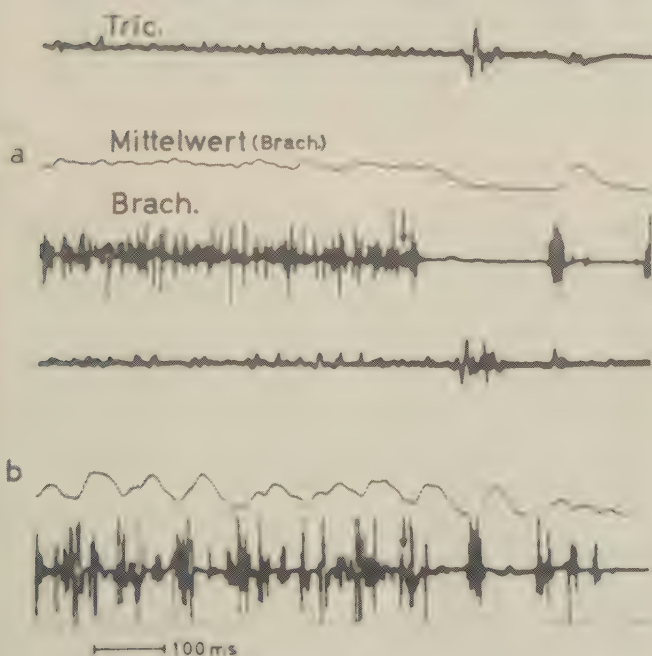
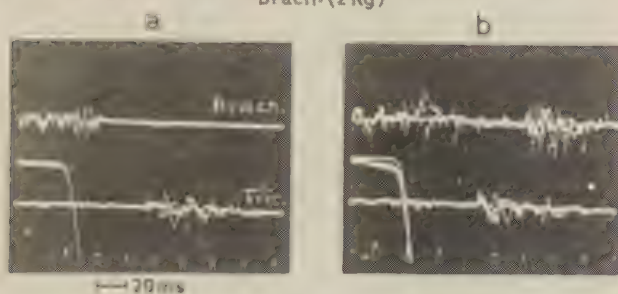


Abb. 9

Die Untersuchungsmethode war grundsätzlich die gleiche wie in den vorangegangenen Experimenten (Innervationsaufwand gegen 2 kg), nur die Bewegung des Unterarmes wurde diesmal über ein Drehpotentiometer registriert, da dieses einem größeren Bewegungsausschlag folgen konnte als der Dehnungsmeßstreifen. Die (drei) Versuchspersonen wurden aufgefordert, den Unterarm aus der Streckung in einen spitzen Winkel zu bewegen. Eine Entlastung war dann in allen Phasen der Bewegung möglich.

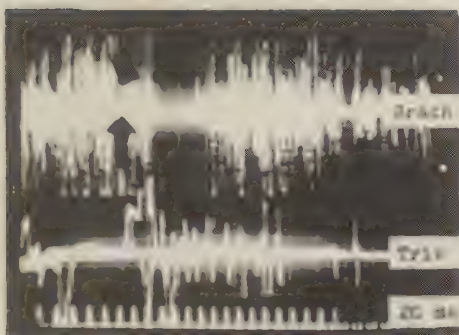
Zunächst wurde der Entlastungsreflex bei einem Armwinkel von 90° ausgelöst. Der Reflexerfolg war ganz unregelmäßig. Man hatte aber den Eindruck, als sei nicht die Geschwindigkeit der Bewegung (Sommer) der ausschlaggebende Faktor für den Reflexerfolg. Die Versuchspersonen wurden dann aufgefordert, die Bewegung möglichst entspannt mit individuell optimal empfundener Geschwindigkeit auszuführen (man könnte sie mit "mittelschnell" charakterisieren). Jetzt erhielt man nahezu regelmäßig einen Reflexerfolg. Die Innervationsstille war nicht in jedem Falle vollständig ausgebildet, das Innervationspattern aber immer deutlich gelichtet. Abb. 10 zeigt übereinanderprojiziert mehrere congruente Versuche dieser Art.

Die Latenzzeit erwies sich als verlängert gegenüber den Versuchen bei statischen Bedingungen; ob diese Verlängerung mit der steigenden Geschwindigkeit der Bewegung parallel ging, war leider nicht klar erkennbar.

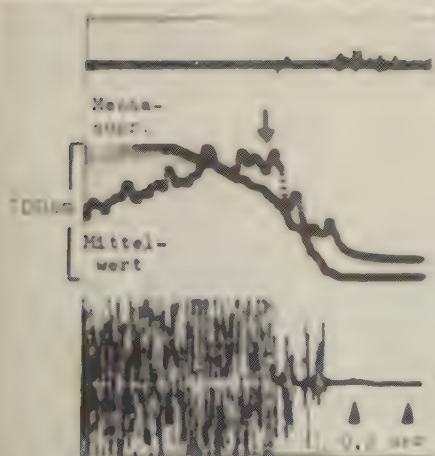
Der Reflex wurde umso unregelmäßiger, je früher die Entlastung in der Bewegungsphase erfolgte.

In diesem Zusammenhang ist der mitregistrierte Mittelwert des Brachialis-Elektromyogramms höchst interessant. Er zeigt einen Anstieg des Innervationsaufwandes mit zunehmender Kontraktion des Muskels, wie dies Sommer (1940) für die dynamische Muskelarbeit beschrieben hat. Im Zeitpunkt der Entlastung, bei einem Winkel von 90° , hatte der Innervationsaufwand schon den Höhepunkt erreicht und war so gleichmäßig wie bei statischer Muskelarbeit (s. Abb. 11, zur Kontrolle auch die Registrierung des Innervationsaufwandes bei statischer Muskelarbeit).

Abb. 10

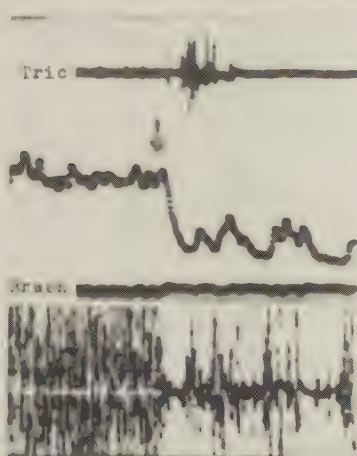


ER während Willkürbewegung (3 Kipps)



ER während kinetischer.

Abb. 10a



während statischer Muskelarbeit

Abb. 11b

DISKUSSION

Bisher wurde die Frage nach den sensiblen Organen und den Leitungsbahnen des Entlastungsreflexes nur am Rande berührt, sie soll nun in den Mittelpunkt der Betrachtungen rücken. - Theoretisch könnte die Innervationsstille durch mehrere Faktoren bedingt sein, nämlich

1. durch hemmende Impulse der Golgirezeptoren des eigenen Muskels,
2. durch eine Verminderung zentripetaler eigenreflektorischer Impulse aus den Muskelspindeln,
3. durch eine aktive Hemmung der willkürlichen und eigenreflektorischen Erregung, ausgehend von noch unklassifizierten Rezeptoren des eigenen Muskels, und
4. durch eine reziproke Hemmung, ausgehend von Rezeptoren des Antagonisten.

Ein propriozeptives Schema des Entlastungsreflexes kann nur unter Beachtung der tierexperimentellen Grundlagenforschung aufgestellt werden; alle gesicherten Bunde, die dazu beitragen könnten, sollen an dieser Stelle zusammengefaßt werden.

Durch Matthews geniale Analyse der Muskelafferenzen (1929, 1931, 1932) können heute drei große Gruppen von Rezeptoren unterschieden werden:

1. Die Muskelspindeln mit ihren primären und sekundären Afferenzen. Sie sind den Extrafusalfasern parallel geschaltet und werden bei Kontraktion des Muskels entlastet. Funktionell sind sie Längenmesser mit kombinierter Proportional - Differentialquotientenanzeige. (Beherrschung des Muskellängsschnittes - R. Wagner).
2. Die Golgirezeptoren; Sie sind mit den Extrafusalfasern in Serie geschaltet. Funktionell sind sie Spannungsmesser mit kombinierter Proportional - Differentialquotientenanzeige (Beherrschung des Muskelquerschnittes - R. Wagner).
3. Eine noch unklassifizierte Gruppe verschiedenster Endstrukturen (freie Nervenendigungen, Pacinikörperchen, Rezeptoren der Fascien und Gelenke).

Diesen Rezeptoren können nun verschiedene Fasergruppen des affarenten (Warmblüter-) Nerven zugeordnet werden. Die Fasern sind unterschieden nach Dicke und Reizschwelle (Lloyd 1948, Hunt 1954):

- Gruppe I_a geht von den primären sensiblen Spindelorganen (annulospirali-ge Endigungen, nuclear bag endings) aus und hat einen Durchmesser von 20 ~ 30 μ und eine Leitungsgeschwindigkeit von 120-60 m/sec.
- Gruppe I_b geht von den Golgiorganen aus; sie unterscheidet sich nur funktionell von I_a.
- Gruppe II geht von den sekundären sensiblen Spindelorganen (flowerspray endings, myotube endings) aus und hat einen Durchmesser von 14-4 μ und eine Leitungsgeschwindigkeit von 90-40 m/sec.
- Gruppe III geht aus von Mechanorezeptoren der Haut, Gelenke und Fascien und hat einen Durchmesser von weniger als 4 μ und eine Leitungsgeschwindigkeit von 25-15 m/sec.

Impulse, die ihren Ursprung in den nuclear bag endings haben, wirken fördernd auf den homonymen spinalen Muskelkern, in nur ganz geringem Maße auch auf heteronyme Kerne. Gleichzeitig besteht eine reziproke Verknüpfung mit den Motoneuronen der gleichseitigen Antagonisten und den kontralateralen Synergisten. - Gesichert ist weiter die Verantwortlichkeit dieser Strukturen für den monosynaptischen Eigenreflex (Hoffmann 1922, Szentagothai 1948, Lloyd 1943).

Die Wirkung und Funktion der flowerspray endings ist bisher nicht restlos geklärt. Sie sollen einen hemmenden Einfluß auf die Extensoren ausüben und einen fördernden auf die Flexoren. Dabei ist es ohne Bedeutung, ob sie in einem Flexor - oder einem Extensormuskel lokalisiert sind (Hunt 1953).

Durch die Impulse aus den Golgirezeptoren werden die Motoneurone des eigenen Muskels über di - oder trisynaptische Bahnen gehemmt, die Antagonisten gefördert (Sherrington 1913). Die funktionelle Bedeutung wird mit Granit (1950) in der autogenetischen Hemmung gesehen ($\approx$ Bremswirkung bei starker Muskelanspannung).

Die Zwischenneurone sowohl des I_b - wie auch des II-Systems stehen unter ständiger supraspinaler Kontrolle (Eccles und Lundberg 1958).

Betrachtet man nun die efferenten Anteile der spinalen Reflexbögen, dann lassen sich auch die Vorderhornzellen nach Struktur und Funktion, nach Art und Verteilung der afferenten Antriebe ordnen:

Die motorischen Alpha-Vorderhornzellen versorgen über ihre schnellleitenden Neuriten (A_α) die extrafusale Skelettmuskulatur. Man kann zwei Prä-dilektionstypen unterscheiden, kleine, mehr tonisch tätige, und große, mehr phasisch tätige Zellen (Granit et al. 1956). Die großen Zellen erhalten neben den zentralen Afferenzen vorwiegend I_a -Afferenzen aus der Peripherie, die kleinen Zellen vorwiegend II -Afferenzen.

Die Gamma-Vorderhornzellen erhalten neben wichtigen zentralen (Eldred et al. 1953) auch periphere fremdreflektorische Afferenzen (Hunt 1951). Die Zellen haben eine niedrigere synaptische Schwelle als die Alpha-Zellen; sie versorgen über ihre etwas langsamer leitenden Neuriten (A_γ) die intrafusale Spindelmuskulatur. Hier sollen wieder die nuclear bag endings mehr auf phasische, die flowerspray endings mehr auf tonische Kontraktionen ansprechen. Nach neueren Befunden (Boyd 1961/62) sollen die Intrafusalfasern beider sensibler Rezeptoren morphologisch sogar weitgehend getrennt sein (nuclear bag- und nuclear chain-fibers) und auch ihre Efferenzen unabhängig voneinander über γ_1 - bzw. γ_2 -Fasern erhalten. Demnach scheint es auch im Gamma-System tonisch und phasisch tätige Vorderhornzellen zu geben.

Die funktionelle Bedeutung des Gamma-Systems beruht auf einer Sollwertverstellung der sensiblen Spindelorgane. Dadurch wird 1. die mechanische Erregbarkeit erhöht, 2. die dynamische Erregbarkeit verbessert, 3. die mechanische Entlastung (z. T.) kompensiert, 4. gleiche Spannung bei ganz verschiedenen Längen des Muskels ermöglicht und 5. die Einleitung der Willkürbewegungen möglich gemacht (R. Wagner, 1954).

Beim Kaltblüter (Katz 1949, Schulte u. Henatsch 1958) und bei manchen Warmblütern ist zusätzlich eine Alpha-Kontrolle der Muskelspindeln nachgewiesen.

Erwähnt werden muß noch die Renshaw-Hemmung (Renshaw 1941 u. 1946). Über den Weg rekurrerender Axonkollateralen und spezieller Interneurone ist eine weitere Kontrolle der Motorik möglich. Die funktionelle Bedeutung liegt hier in 1. einer Begrenzung der Dauer der Entladungsfrequenz, 2. einer Stabilisierung der gesamten Efferenz, 3. einer Abschirmung gegenüber der Umgebung und 4. in einem rotatorischen Wechsel der tätigen Motoneurone.

Dies sind in gedrängter Form alle theoretischen Grundlagen, auf die man bei der Deutung des Entlastungsreflexes zurückgreifen darf. Am überzeugendsten wäre natürlich die direkte tierexperimentelle Überprüfung mittels Einzelfaserableitungen; die Erzeugung einer Willkürinnervation beim Tier würde sich hierbei allerdings sehr problematisch gestalten. Untersuchungen in dieser Richtung liegen bisher nicht vor, man kann aber allein auf Grund der experimentellen Untersuchungen beim Menschen eine Reihe von Deutungsmöglichkeiten ausschließen:

Hufschmidt sah die Golgirezeptoren als die Effektoren des Entlastungsreflexes an. Für diese Deutung sprach das Ausbleiben des Reflexerfolges bei rein passiver Entlastung (Hufschmidt 1949). Ich habe Hufschmidts Experimente wiederholt und kann seine Ergebnisse nicht bestätigen. Ein Reflex ist nur dann zu erwarten, wenn die Beschleunigung der Entlastungsbewegung einen gewissen Minimalwert erreicht. In Hufschmidt's Experimenten wurde der Unterarm durch die Hand des Versuchsleiters entlastet (also nicht mechanisch), vielleicht war die Beschleunigung hierbei nicht ausreichend. Ich glaube nicht, daß Hufschmidt's Terminus "rein" passive Entlastung gerechtfertigt ist, denn auch hierbei erfolgt ja eine aktive Verkürzung der Extrafusalfasern.

In meinen Experimenten wurde der Reflexerfolg (= Innervationsstille) geringer, wenn man den Unterarm daran hinderte, größere Bewegungen auszuführen. Da sich ein intramuskulärer Spannungszuwachs aber auch bei kleinsten Bewegungen ausbilden könnte und eine Hemmung dann voll zur Auswirkung kommen müßte, ist dieses Ergebnis nicht im Sinne Hufschmidts zu deuten.

Erinnert man sich weiter an die äußerst hohe Reizschwelle der Golgirezeptoren - die allerdings in Tierexperimenten gefunden wurde - und an die Untersuchungen von Gasser und Hill (1924), sowie Reichel und Bleichert (1958), die zeigen, daß bei plötzlicher Entdehnung eines kontrahierten Muskels ein sofortiger Spannungsabfall eintritt, so haben die Golgiorgane als ursächliche Rezeptoren für den Entlastungsreflex eigentlich keine Chance mehr.

Nachdem die Golgiorgane von weiteren Betrachtungen ausgeschlossen werden können, ist es natürlich sehr verlockend, die Muskelspindeln zur Erklärung des Entlastungsreflexes heranzuziehen (Hansen und Hoffmann 1922, Struppeler und Schenck 1958). Die Vorstellung, daß es bei der Verkürzung eines Muskels zu einer Entdehnung der Spindeln kommt und daraus eine Verminderung zentripetaler eigenreflektorischer Impulse resultiert, ist einleuchtend, ein Beweis aber, daß allein hierdurch eine Innervationsstille hervorgerufen wird,

äußerst schwierig zu führen.

Im Tierexperiment wird die Funktion der Muskelspindeln meist am präparierten *Musculus tenuissimus* der Katze mit subtilsten Methoden geprüft - wieviel anders sieht das Experiment beim Menschen aus, wo gleich ein ganzer Arm in Bewegung gesetzt wird! Die Ergebnisse beider Experimente können nur sehr schwer miteinander verglichen werden. Eine sichere Aussage über die Muskelspindeln des Menschen kann bisher nur aus dem phasischen monosynaptischen Eigenreflex gewonnen werden. Man weiß heute, daß er seinen Ausgang von den anulospiraligen Rezeptoren der Spindeln nimmt (Lloyd 1943 b). Sollte der Entlastungsreflex wirklich eine negative Abbildung des Eigenreflexes sein, müßten sich bei einem Vergleich beider Reflexe Analogien aufweisen lassen:

(*Musculus brachialis*)

	(pos.) Eigenreflex	Entlastungsreflex
morphologischer Aufbau	2 Neurone	?
Zahl der Synapsen	monosynaptisch	?
Reflexzeit (bei gleichen Auslösungsbedingungen)	ca. 20 ms	ca. 28 ms
Ausbreitung auf andere Effektoren	nein	?
Summation und Bahnung	nein	nein
Reizstärke / Reflexzeit	keine Beziehung	keine Beziehung
Aktionspotential	plötzlicher Beginn	rel. abrupter Abbruch
Längenänderung des Muskels	notwendig für Reflexerfolg (0,4 mm Bewegungsausschlag am Handgelenk)	notwendig für Reflexerfolg (1 mm Bewegungsausschlag am Handgelenk)
Schnelligkeit der Längenänderung	Zunehmende Beschleunigung der Bewegung bringt eine Vergrößerung des Reflexerfolges, allerdings nur bis zu einem Grenzwert, dann bleibt Reflexerfolg konstant.	wie Eigenreflex; der Grenzwert ist allerdings sehr niedrig.

Viele Eigenschaften des Entlastungsreflexes sind noch ungeklärt, von den bekannten entsprechen aber fast alle denen des monosynaptischen Eigenreflexes. Allein die Latenzzeit scheint 8 ms länger zu sein.

Welche Erklärungen lassen sich hierfür anführen? - Die folgenden vier Möglichkeiten kommen in Betracht:

1. Die unbedingt notwendige Verkürzungslänge des Muskels könnte beim Entlastungsreflex größer sein als die entsprechende Dehnungslänge beim monosynaptischen Eigenreflex. Ein Längenunterschied in der Größenordnung von 1/100 mm würde die Zeitdifferenz erklären. Wegen dieser Größenordnung war eine experimentelle Überprüfung des Verhältnisses Verkürzungslänge/Dehnungslänge mit meiner Versuchsanordnung nicht möglich.
2. Auf Grund der plastisch-viskösen Eigenschaften von Extra- und Intrafasern könnte die notwendige Entdehnung der anuluspiraligen Endigungen eine längere Zeit in Anspruch nehmen als die entsprechende Dehnung. Dabei ist es weiter denkbar, daß nicht alle Muskelspindeln zum gleichen Zeitpunkt mit einer Verminderung ihrer Efferenzen reagieren, während die wirkamen Efferenzen des monosynaptischen Eigenreflexes sicher synchron starten. Gegen diese letzte Deutung spricht in etwa der meist plötzliche Abbruch der Innervation beim Entlastungsreflex. Man müßte dann eine Synchronisation auf spinaler Ebene annehmen.
3. Beim Zustandekommen des Entlastungsreflexes sind vielleicht nicht nur die nuclear bag-endings sondern auch - und vielleicht sogar ausschließlich - die flowerspray endings beteiligt. Dies ist um so mehr in Erwägung zu ziehen, da der Entlastungsreflex am konstantesten bei tonischer Muskelarbeit ausgelöst werden kann, und die flowerspray endings vorwiegend auf tonische Gammaefferenzen reagieren sollen.

Wie zuvor erwähnt haben die flowerspray-endings im Tierexperiment einen fördernden Einfluß auf die Innervation der Beugemuskeln und einen hemmenden auf die Innervation der Streckmuskeln. In Analogie hierzu könnte man beim Entlastungsreflex in den Streckern eine längere Innervationsstille erwarten als in den Beugern. Ich habe dies an zwei Versuchspersonen nachgeprüft, ohne einen wesentlichen Unterschied feststellen zu können. Da die Grundexperimente aber gezeigt haben, daß die Dauer der Innervationsstille nicht immer konstant ist, müßte zur endgültigen Klärung dieses Problems eine größere Anzahl von Versuchspersonen untersucht werden.

4. Der Entlastungsreflex ist vielleicht nicht mono- sondern polysynaptisch. Auch dies ist sehr gut vorstellbar, da eine monosynaptische Übertragung nur für den phasischen Eigenreflex bewiesen ist, nicht hingegen für den tonischen Dehnungsreflex. Die Übertragungszeit an der Synapse ist allerdings sehr kurz (ca. 0,6 ms; Lorente de Nó 1938, Lloyd 1943_b), so daß die 8 ms Differenz sicher nicht allein durch die Annahme einer polysynaptischen Übertragung erklärt werden können.

Diese Überlegungen können noch keine endgültige Klarheit bringen, sie sprechen aber sehr für die entscheidende Funktion der Muskelspindeln bei dem Zustandekommen des Entlastungsreflexes. Es wird deshalb sinnvoll sein, die weiter oben angeführten Versuchsergebnisse noch einmal unter diesem Gesichtspunkt zu betrachten:

1. Wenn der Reflexerfolg unabhängig ist vom Innervationsaufwand, dann ist es am wahrscheinlichsten, daß bei statischer Muskularbeit ein Teil der zentralen Impulse die Alpha-Vorderhornzellen nicht direkt, sondern über den peripheren Reflexbogen erreicht (Servo-Mechanismus Granit, Hunt, Leksell, Merton 1951). Dieser Anteil müßte bei steigendem Innervationsaufwand stets so groß bleiben, daß eine ausreichende Verminderung zentripetaler Impulse bei jedem Entlastungsreflex gesichert ist.
2. Die Abhängigkeit des Reflexerfolges von der Schnelligkeit der Muskelverkürzung läßt sich sehr gut mit der Funktion der Muskelspindeln in Einklang bringen (Längenmesser mit kombiniertem P. D. - Fühler). Oberhalb eines bestimmten Grenzwertes zeigt der Reflex allerdings keine Abhängigkeit mehr von der Beschleunigung der Entlastungsbewegung. Entweder ist nun der Ausfall zentripetaler Impulse/Zeit stets ausreichend, die reflektorische Innervationsstille hervorzurufen, oder die plastisch-viskösen Eigenschaften des Muskels lassen eine weitere Impulsverminderung/Zeit nicht zu. Letzteres würde bedeuten, daß die innere Verkürzung des Muskels durch schnelleres Annähern der äußeren Enden nicht mehr gesteigert werden kann.
3. Die Abhängigkeit des Reflexerfolges von der Verkürzungslänge des Muskels ist geradezu ein Hinweis auf die Muskelspindeln als die sensiblen Rezeptoren des Entlastungsreflexes. Ist der Bewegungsausschlag des Unterarmes bei mittlerer Beschleunigung geringer als 1 cm, so verkürzt sich auch die Dauer der Innervationsstille. Ein Zentimeter Bewegungsausschlag am Handgelenk bedeutet eine nur minimale Verkürzung des Musculus brachialis und man könnte geneigt sein, diese geringe Längenänderung nicht als entscheidend für den Entlastungsreflex ansehen zu wollen. Bedenkt man aber, daß die

Reizschwelle für die eigenreflektorische Erregbarkeit am *Musculus biceps* bei 0,4 mm/1/30 sec Stoßtiefe am Handgelenk liegt (Sommer 1939), dann erscheint der Befund in einem ganz neuen Licht. Dies ist gerade die Größenordnung der Längenänderung, auf die die Muskelspindeln ansprechen. Interessant ist hier weiter die Tatsache, daß die Innervation ca. 20 ms nach dem Abstoppen der Unterarmbewegung zurückkehrt. Diese Zeit entspricht in etwa der Latenzzeit des Eigenreflexes; als solcher kann die plötzliche Unterbrechung der Bewegung ja auch aufgefaßt werden.

4. Wenn der Entlastungsreflex abhängig ist vom Innervationsmodus, so sollen hier kurz die Vorstellungen erörtert werden, die an diesen Begriff geknüpft sind. - Wie erwähnt sind Alpha- und Gamma-System neben und miteinander an motorischen Normalakten beteiligt. Ihr Verhältnis scheint bei tonischer Muskulararbeit ausgewogen. Zentrale Störungen können dieses Gleichgewicht stören. So kennen wir die experimentelle Gammaspastik infolge Decerebrierung durch intercollikuläre Sektion (Eldred et al, 1953) und die Alparigidität infolge Decerebrierung durch Carotisligatur (Pollok u. Davis 1930). Das Kleinhirn hat sicher die größte Bedeutung für das Zusammenspiel von Alpha und Gammasytem, denn Ausschaltung des Kleinhirnvorderlappens führt zu einem Ausfall des Gammasytems (Granit et al, 1955).

Eine Entsprechung zu diesen Befunden sahen Struppler u. Schenck (1958) in der Aufhebung des Entlastungsreflexes bei Patienten mit Kleinhirnstörungen. Ich nehme an, daß auch bei meiner Versuchsperson eine fakultative Störung des Alpha-Gammagleichgewichtes vorlag.

5. Bei einem Entlastungsreflex während kinetischer Muskulararbeit sind die Probleme sicher ähnlich gelagert. Das Verhältnis von Alpha- und Gammasytem wird gegenüber der Situation bei tonischer Muskulararbeit weniger ausgewogen sein (Folgeregelung - R. Wagner 1956); bei einer sehr stark willkürlich kontrollierten Bewegung wird sich dies sicher wieder stärker auswirken als bei einer gleichförmigen, fast unwillkürlichen Bewegung. Vielleicht ist hier auch die Erklärung für Sommers negative Befunde bei Entlastungsreflexen während Willkürbewegungen zu suchen.

Letzten Endes sind alle diese Vorstellungen sehr einfach und sagen nichts über die tatsächlichen Vorgänge im Zentralnervensystem aus. Hier wird man die Ergebnisse der Grundlagenforschung abwarten müssen.

Zum Schluß müssen noch kurz zwei weitere Möglichkeiten der Erklärung des Entlastungsreflexes erwähnt werden: Die Innervationsstille könnte ja auch

durch eine Hemmung des Agonisten, vielleicht sogar durch einen reziproken Effekt des gedehnten Antagonisten bedingt sein.

Sommer (1939) erwartete, daß gleichzeitig ausgelöste Eigen- und Entlastungsreflexe sich gegenseitig aufheben würden. In seinen Experimenten erhielt er aber immer einen positiven Ausfall des Entlastungsreflexes. Er schloß daher auf eine aktive Hemmung sowohl der willkürlichen wie der reflektori-schen Innervation.

Sommers Argumentation ist indessen nicht zwingend, da ein gegenseiti-ges Auslöschen beider Reflexe nur dann zu erwarten ist, wenn Dehnungs- und Entdehnungslänge in der gleichen Größenordnung liegen. In Sommers Experi-menten war aber die Entdehnungslänge wesentlich größer als die Dehnungslän-ge. Struppler und Schenck (1958) konnten auch nachweisen, daß die "Hem-mung" des Entlastungsreflexes keine vollständige, sondern nur eine teilweise ist. Starke monosynaptische Testreize können die Motoneurone auch während einer Innervationsstille zur Entladung bringen.

Schwieriger gestaltet sich das Problem der reziproken Hemmung. Diese müßte von den Muskelspindeln des Antagonisten ausgehen. Gegen diese Vor-stellung spricht aber die Tatsache, daß bei einer Entlastung des *Musculus bra-chialis* fast nie ein phasischer Eigenreflex im *Musculus triceps* beobachtet wird. Die tonische Dehnungsantwort erscheint erst nach 40 msec, während die Latenz-zeit des Entlastungsreflexes 28 msec beträgt. Wird der phasische Eigenreflex im *Musculus triceps* einmal sichtbar, so hat dies keinerlei Einfluß auf den Ent-lastungsreflex.

In gleichem Sinne kann man auch einen Befund Paul Hoffmanns (1920) anführen. Durch die elektrische Reizung eines Nerven lassen sich zwar Eigen-reflexe im Agonisten auslösen, sie führt aber niemals zu einer Hemmung des innervierten Antagonisten. --

Auf Grund der experimentellen Befunde muß man heute also annehmen, daß der Entlastungsreflex des menschlichen Muskels durch eine Verminderung fördernder, zentripetaler Impulse aus den Muskelspindeln hervorgerufen wird. Vielleicht können diese Untersuchungen in Zukunft endgültig gesichert werden, wenn man die Auswirkungen einer pharmakologischen Spindelerregung mittels Succinylcholin (Henatsch und Schulte 1958_b, Brune und Schenk 1959), zum

anderen die Auswirkung einer Gammafaserparalysierung (Procain-Differential-block - Landau u. Bishop 1953 - P. Matthews 1957/58, auf den Entlastungsreflex kennen wird.

ZUSAMMENFASSUNG

Bei der passiven Entdehnung eines willkürlich innervierten Muskels tritt reflektorisch eine Innervationsstille ein (Hansen und Hoffmann 1922). Dieses Phänomen hat bis heute keine endgültige Erklärung gefunden. Zur Entscheidung der Frage, ob es sich dabei um den Wegfall bahnender Afferenzen aus den Muskelspindeln oder um einen aktiven Hemmungsvorgang handelt, wurde eine Versuchsmethode entwickelt, die eine Verkürzung (= Entlastung) des Musculus brachialis ohne Spannungszuwachs gestattet und mit deren Hilfe eine genaue elektromyographische Analyse des Entlastungsreflexes möglich ist. Die Ergebnisse waren die folgenden:

- I. Bei 32 gesunden Versuchspersonen konnte der Entlastungsreflex am Musculus brachialis mit absoluter Regelmäßigkeit ausgelöst werden.
 1. Die Latenzzeit ist definiert als die Zeit vom Beginn der Bewegung bis zum Einsetzen der Innervationsstille.
 - a. Ihre Dauer betrug bei gleichmäßiger (tonischer) Grundinnervation durchschnittlich 28 ± 3 msec;
 - b. sie war unabhängig vom initialen Innervationsaufwand,
 - c. unabhängig von der Beschleunigung der Verkürzungsbewegung und
 - d. ebenso unabhängig von der Verkürzungslänge des Muskels.
 - e. Die Latenzzeit erwies sich hingegen als verlängert bei Auslösung des Entlastungsreflexes während einer Willkürbewegung und
 - f. ebenso bei ataktischer Grundinnervation.
 2. Die Innervationsstille entspricht dem Reflexerfolg.
 - a. Ihre Dauer lag zwischen 20 und 70 msec. Bei tonischer Grundinnervation war sie total ausgebildet.
 - b. Sie war unabhängig vom initialen Innervationsaufwand.
 - c. Sie zeigte hingegen eine begrenzte Abhängigkeit von der Beschleunigung der Verkürzungsbewegung; erst bei Steigerung der Beschleunigung über einen Grenzwert hinaus blieb die Innervationsstille konstant.
 - d. Ebenso ließ sich eine begrenzte Abhängigkeit von der Verkürzungslänge nachweisen; erst bei deren Einschränkung unter einen Grenzwert fand sich eine Verkürzung der Innervationsstille.

- e. Die Innervationsstille erwies sich als unvollständig ausgeprägt und zeitlich verkürzt bei einem Entlastungsreflex während willkürlicher Bewegung und
- f. ebenso bei ataktischer Grundinnervation.

3. Das Verhalten des Antagonisten. Durch die Entlastung des Musculus brachialis wurde gleichzeitig der Musculus triceps gedehnt.

Der Musculus triceps antwortet normalerweise 40 - 80 msec nach Beginn der Dehnung mit einer tonischen Kontraktion. Eine phasische Antwort nach 18 - 20 msec konnte nur durch eine extrem schnelle Dehnung hervorgerufen werden.

II. Bei zwei gesunden Versuchspersonen wurde der Entlastungsreflex auch am Musculus triceps analysiert.

- a. Der Entlastungsreflex konnte am Musculus triceps genauso leicht und regelmäßig ausgelöst werden wie am Musculus brachialis.
- b. Alle zeitlichen Verhältnisse betreffs Latenz und Innervationsstille entsprachen denen des Musculus brachialis. Ein grundsätzlicher Unterschied zwischen Entlastungsreflexen in den Beugern und in den Streckern scheint demnach nicht zu bestehen.

III. Die angeführten Ergebnisse wurden unter Berücksichtigung der einschlägigen Literatur, insbesondere regeltechnischer Gesichtspunkte (R. Wagner) diskutiert. - Der Entlastungsreflex entsteht nicht durch Zunahme hemmender Impulse aus den Spannungsrezeptoren, sondern durch einen Wegfall bahnen-der Impulse aus den Muskelspindeln.

L I T E R A T U R

I. Zusammenfassende Schriften:

1. BURCKHARDT, D.: Die Sinnesorgane des Skelettmuskels und die nervöse Steuerung der Muskeltätigkeit. *Erg. Biol.* 20, 27 (1958)
2. CREED, R.S., D. DENNY-BROWN, J.C. ECCLES, E.G. LIDDELL, C.S. SHERRINGTON: *Reflex Activity of the Spinal Cord.* Oxford 1932.
3. GRANIT, R.: *Receptors And Sencory Perception. The Aims, Means, Results of Electrophysiological Research on the Process of Reception.* Stockholm 1955
4. HOFFMANN, P.: *Die Eigenreflexe menschlicher Muskeln.* Berlin 1922
5. -- : Die physiologischen Eigenschaften der Eigenreflexe. *Ergebn. Physiol.* 36, 15 - 108 (1934)
6. -- : Allgemeine Physiologie der Reflexe. *Fortschritte d. Neurol.* XIII, Heft 9, Leipzig 1941
7. LANDOIS-ROSEMAN: *Lehrbuch der Physiologie des Menschen.* Bd.II. München-Berlin 1962
8. SYMPOSION ON MUSCLE RECEPTORS. *Proceedings of a meeting held in Sept. 1961.* Hongkong University Press 1962
9. WAGNER, R.: *Probleme und Beispiele biologischer Regelung.* Stuttgart 1954

II. Einzelheiten:

1. ADRIAN, E.D. u. Y. ZOTTERMANN (1926): The impulses produced by sensory nerve endings, Part 2. *J. Physiol. (London)* 61, 151-71.
2. BOYD, J.A. (1961): The motor innervation of mammalian muscle spindles. *J. Physiol.* 159, 7-9.

3. BOYD, J. A. a. M.R. DACY: The Groups of Origin in the Nerves to Skeletal Muscle of the γ_1 and γ_2 Fusimotor Fibres. Hongkong Symp. 1962
4. BRUNE, H.F. u. E. SCHENCK (1959): Wirkung der Spindelaktivität durch ScCh bei Gesunden u. Spastikern. Pflüg. Arch. Physiol. 270, 66.
5. -- , R. DAUMAN u. E. SCHENCK (1960): Chem. Aktivierung der Muskelspindeln beim Menschen. Die Bedeutung der Spindelmechanik für die spinale Ebene. Pflüg. Arch. Physiol. 271, 397-404.
6. ECCLES, J.C., P. FATT and S. LANDGREN (1954): The "direct" inhibitory pathway in the spinal cord, Austr. J. Sci., 16, 130-34
7. ECCLES, R. M. and A. LUNDSBERG (1959): Supraspinal control of interneurons mediating spinal reflexes. J. Physiol. 147, 565-84.
8. ELDRED, E., R. GRANIT and P.A. MERTON (1953): Supraspinal control of the muscle spindles and its significance. J. Physiol. 122, 498-523.
9. GASSER, H.S. and A.V. HILL (1924): Proc. Roy. Soc. Edinburg B 96, 398 (zitiert n. A. Bleichert in: Landois-Rosemann; Lehrbuch der Physiologie).
10. GRANIT, R. (1950): Reflex self regulation of the muscle contraction and autogenetic inhibition. J. Neurophysiol. 13, 351-372.
11. -- , B. HOLMGREEN u. P. A. MERTON (1955): The routes for excitation of muscle and their subservience to the cerebellum. J. Physiol. 130, 213-24.
12. -- , H.D. HENATSCH a. G. STEG (1956): Tonic and phasic ventral horn cells differentiated by posttetanic potentiation on cat extensors. Acta Scand. Physiol. 37, 114-26
13. HANSEN, K. u. P. HOFFMANN (1922): Weitere Untersuchungen über die Bedeutung der Eigenreflexe für unsere Bewegungen. Z.f. Biol. Bd. 75, 293 - 304

14. HANSEN, K. u. W. RESCH (1925): Beziehung des Kleinhirns zu den Eigenreflexen. D.Z.f. Nervenheilk. 87, 207 - 22.
15. HENATSCH, H.D. und F.J. SCHULTE (1958b): Reflexerregung und Eigenhemmung ton. u. phas. Alphamotoneurone während chem. Dauererregung der Muskelspindeln. Pflüg. Arch. Physiol. 268, 134-147
16. HOFFMANN, P. (1920a): Demonstration eines Hemmungsreflexes im menschlichen Rückenmark. Z. Biol. 70, 515-524
17. -- (1920b): Über die Beziehung der Hautreflexe zu den Sehnenreflexen. Eigenreflexe u. Fremdreflexe der Muskeln. Z. Biol. 72, 101.
18. -- (1934): Versuche über die Erregungsleitung b. Eigenreflexen. Z. Biol. 95, 307-10.
19. -- u. J. KELLER (1928): Über gleichzeitige willkürliche u. künstliche Reizung. Z. Biol. 87, 327.
20. HUFSCHMIDT, H.J. (1955): Die Rolle der autogenetischen Hemmung bei der Entstehung des Klonus. Pflüg. Arch. Physiol. 260, 210-15.
21. -- (1956): Spielen die Eigenreflexe bei raschen Willkürbewegungen eine entscheidende Rolle? Experientia (Basel) II, 36.
22. -- (1958): Wird durch Muskelvibration eine Reflexkette erzeugt? Pflüg. Arch. Physiol. 267, 508-16
23. -- (1959): Über den Spannungsreflex beim Menschen. Z. Biol. Bd. III 75-80.
24. -- (1960a): Weitere elektromyographische Untersuchungen der Areflexien. D.Z. Nervenheilk. 80, 490-500.
25. HUFSCHMIDT, H.J. (1960b): Bulletin der Schweiz. Akad. d. med. Wissensch. Vol. 16, Fasc. 5.
26. -- u. G. SCHALTENBRAND (1959): Elektromyographische Analyse der sog. Areflexien. D.Z. Nervenheilk. 179, 252-266.

27. HUNT, C.C. (1951): Further study of efferent small nerve fibers to mammalian muscle spindles. Muscle spindle innervation and activity during contraction. *J. Physiol.* 113, 83-97.
28. -- (1951): The reflex activity of mammalian small nerve fibers. *J. Physiol. (London)* 115, 456-69.
29. -- (1953): Diameter and function of afferent fibers from muscle. *Proc. XIC Int. Physiol. Congr., Montreal.* pp. 485-6.
30. -- (1954): Relation of function to diameter in afferent fibers of muscle nerves. *J. gen. Physiol.* 38, 117-131.
31. KATZ, B. (1949): The efferent regulation of the muscle spindle in the frog. *J. exp. Biol.* 26, 201-17.
32. LANDAU, W. and G.H. BISHOP (1953): Pain from dermal, periosteal and fascial endings and from inflammation; electrophysiological study employing differential nerve blocks. *A. M. A. Arch. Neurol. Psych.* 69, 490-504.
33. LLOYD, D.P.C. (1943a): Neuron patterns controlling transmission of ipsilateral hind limb reflexes. *J. Physiol. (Springfield)* 6, 293-314.
34. -- (1943b): Conduction and synaptic transmission of reflex response to stretch in spinal cats. *J. Neurophysiol.* 6, 317-26.
35. -- and H. T. CHANY (1948): Afferent fibers in muscle, nerves. *J. Neurophys.* 11, 199-208.
36. LORENTE NO, R. and GRAHAM, H. T. (1938): Recovery cycle of motoneurons. *Amer. J. Physiol.*, 123, 388-99.
37. MATTHEWS, B. H. C. (1929): Specific Nerve Impulses. *J. Physiol.* 67, 169-90.
38. -- (1931a): The response of a single end-organ. *Ibid.* 71, 64-110.
39. -- (1931b): The response of a muscle spindle during active contraction of a muscle. *Ibid.* 72, 153-74.

40. MATTHEWS, B.H.C. (1933): Nerve endings in mammalian muscle.
J. Physiol. 78/1-53
41. MATHEWS, P.C. (1957): The Effect of the Local Application of Procain
on the Stretch Reflex of Cats Decerebrated. J. Physiol. 138, 28.
42. MERTON, P.A. (1953): Specualtions on the servo control of movement.
The Spinal Cord, a Cibafoundation. London: Churchill, 247-60.
43. POLLOCK, C.J. u. DAVIS, L. (1930): The reflex activity of a decere-
brate animal. J. Comp. Neurol. 50, 377-411.
44. PREISSENDORFER, F. (1919): Versuche über die Anpassung der willkür-
lichen Innervation an die Bewegung. Z. Biol. 70, 505.
45. REICHEL, H., F. ZIMMER und A. BLEICHERT (1958): Die statischen
Eigenschaften des elastischen Serienelementes im kontrahier-
ten Muskel, Pflüg. Arch. Physiol. 265, 416.
46. RENSHAW, B. (1940): Activity in the simplest spinal reflex pathways.
J. Neurophysiol. 3, 373-87.
47. -- (1941): Influence of the discharge of motoneurons upon
excitation of neighboring motoneurons. J. Neurophysiol. 4, .
167-83.
48. -- (1946): Central effects of centripetal impulses in axons
of spinal ventral roots. J. Neurophysiol 9, 191-204
49. SCHULTE, J. und H. D. HENATSCH (1958): Zur Koppelung der intra-
und extrafusalen motorischen Innervation beim Frosch.
Pflüg. Arch. Physiol. 266, 292-307.
50. v. SCHWERIN, O. (1936): Untersuchungen über den ER des Menschen.
D.Z. Nervenheilk. 140, 240.
51. SHERRINGTON, C.S. (1906): The integrate action of the nervous
system. New Haven/London 412 pp.
52. -- (1913): Reflex inhibition as a factor in the
coordination of movements and postures. Quart. J. Exp.
Physiol. 6, 251-310.
53. SOMMER, J. (1939): Der Entlastungsreflex des menschlichen Muskels.
Dtsch. Z. Nervenheilk. 150, 83-92.
54. -- (1940): Der Innervationsaufwand des menschl. Muskels,
Z. Biol. 100, 97-109.

55. SOMMER, J. (1941): Synchronisierung mot. Impulse und ihre Bedeutung für die neurophysiol. Forschung. Zeitschr. f. Neurol. u. Psych. 172, 499-530.
56. STRUPPLER, A. u. E. SCHENCK (1958): Der sog. Entlastungsreflex bei cerebell. u. anderen Ataxien. Forsch. Neurol. 26, 419-429.
57. SZENTAGOTHAÏ, J. (1948): Anatomical considerations of monosynaptic reflex arcs. J. Neurophysiol. (Springfield) 11, 445-54.
58. WACHHOLDER, K. (1928): Willkürliche Haltung und Bewegung im Lichte elektrophysiol. Untersuchungen. Ergebn. Physiol. 26, 714.
59. WAGNER, R. (1925a): Über die Zusammenarbeit der Antagonisten bei der Willkürbewegung I. Z. Biol. 83, 59.
60. WAGNER, R. (1925b): Über die Zusammenarbeit der Antagonisten bei der Willkürbewegung II. Z. Biol. 83, 120.
61. -- (1954): Biologische Reglermechanismen. Z. v DI 96, 123.
62. -- (1956): Das Regelproblem in der Biologie. Arch. f. exper. Pathologie u. Pharmakologie 228, 4.

LEBENS LAUF

Am 16. Juni 1939 wurde ich als Sohn des Direktors Dr. rer. oec. Walter Mehls und seiner Ehefrau Ellen Mehls geb. Lütgenau in Heidelberg geboren.

Meine Schulausbildung erhielt ich von 1946 - 1950 an der Volksschule St. Maximilian in Düsseldorf und anschließend am Staatl. Albrecht Dürer - Gymnasium in Hagen (Westf.). Der Abschluß erfolgte am 9.3.1959 mit der Reifeprüfung.

Im November 1959 begann ich mit dem Studium der Medizin an der Universität München. Dort legte ich nach fünf Semestern am 22.2.1962 die ärztliche Vorprüfung ab. Die klinischen Studien betrieb ich während sechs Semestern an den Universitäten Wien, Zürich und München. Die ärztliche Prüfung bestand ich am 21.6.1965.

